害虫生物型及其遗传机理

刘 芳，傅 强，赖凤香
（中国水稻研究所，杭州 310006）

摘要：以农作物上5种重要害虫的生物型为例，简单地概括了分子标记在害虫生物型研究中的应用，重点阐述几种重要害虫如黑森瘿蚊，麦二叉蚜，褐飞虱，稻瘿蚊和烟粉虱等的生物型遗传变异机理。黑森瘿蚊、麦二叉蚜和稻瘿蚊的生物型由单基因控制，特定害虫生物型与作物基因型之间存在"基因-基因"关系；褐飞虱的致害性为多基因控制的数量性状；烟粉虱生物型的遗传变异机理尚不明确。还指出生物型遗传研究中待进一步解决的问题如生物型的遗传组成差异与致害力的关系等。
关键词：害虫；生物型；致害性；遗传
中图分类号：S433；Q963 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2004)05-0670-09

Biotypes of insect pests and their genetic mechanisms

LIU Fang，FU Qiang，LAI Feng-Xiang (China National Rice Research Institute，Hangzhou 310006，China)

Abstract: The biotypes of several important pests including *Mayetiola destructor*，*Schizaphis graminum*，*Nilaparvata lugens*，*Orseolia oryzae* and *Bemisia tabaci* on agricultural crops were introduced，then the applications of molecular markers to the research on biotypes were generalized. The present paper stressed the reviews on inheritance and variance of biotypes of the above pests. Biotypes of *M. destructor*，*S. graminum* and *O. oryzae* were conditioned by major genes，and specific pest virulence-host plant resistance interactions followed a gene-for-gene relationship. The virulence of *N. lugens* was under polygenic control and was a quantitative character. The genetic nature of *B. tabaci* was less clear. Finally，some questions，such as the relationships between the genetic divergence and the virulence of biotypes were discussed.
Key words: Insect pests；biotypes；virulence；inheritance

人类在与害虫斗争的过程中逐步形成和发展了害虫综合治理(integrated pest management，IPM)的概念，即按照害虫的种群动态和与它相关的环境条件，利用适当的技术和方法，使相互协调，保持害虫在经济阈值以下。根据这一概念，培育和推广抗虫品种，在害虫综合治理体系中占有相当重要的地位。然而，利用作物抗虫性控制害虫仍存在一些问题，如害虫生物型(biotype)的出现，在时间和空间上限制了某些抗虫品种的利用(陈杰林等，1993)。

早在20世纪30年代Painter就对生物型作了记载，当时他发现来自西堪萨斯的黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 不危害某些软粒小麦，而来自东堪萨斯的同种害虫则在这些小麦上顺利生活并产生危害(Painter，1930)。同种害虫的不同种群形态特征相同，但由于某些生物学特性出现差异，例如昼夜或季节活动形式、个体大小、体色、迁移及分散特性、信息素的组分、传病能力以及对农药或寄主植物的抗性等不同，在文献中都以此作为划分生物型的依据(Diehl and Bush，1984)。本文从抗虫育种的角度出发，以同种昆虫的不同种群，对具有不同抗虫基因的作物品种，表现出不同的致害性来划分生物型。一些学者则强调生物型的致害力与寄主品种的抗虫性之间存在"基因-基因"的关系(Flor，1942；Person *et al.*，1952)，但褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 生物型的研究发现，致害基因与抗虫基因并不存在着"基因-基因"的关系，因此，有的学者认为褐飞虱不适宜用"生物型"这个概念(Claridge and Hollander，1983)。尽管如此，在未找到合适的概念替代"生物型"之前，多数学者仍采用"生物型"这一说法(姜人春，1999；周亦红和韩召军，2003)。由此可见，生物型问题相当复杂，其概念只有随着生物型遗传变异机理研究的逐步深入才能得到解决。

基金项目：国家973项目(G2000016207)
作者简介：刘芳，女，1972年4月生，江苏扬州人，博士，讲师，主要从事害虫的种型分化和化学生态研究，E-mail：phdiufang@yahoo.com.cn
收稿日期 Received：2004-01-20；接受日期 Accepted：2004-03-08

多年来，国内外的学者就生物型的发生、鉴定方法、监测及生物型的异质性和遗传等方面进行了广泛的研究和报道，但有关生物型的遗传机理研究报道较少。实际上，研究和阐明生物型的遗传机理尤为重要，它可以指导育种，合理地进行品种布局，从而延缓生物型的产生，为利用抗虫品种，有效地控制害虫提供依据。曾有学者就褐飞虱(Sogawa，1982；Gallagher 等，1994；姜人春，1999；周亦红和韩召军，2003)和烟粉虱 *Bemisia tabaci*(罗晨和张芝利，2000)等的生物型研究作过了综述，但他们都是针对某一种害虫的生物型或生物型的遗传进行阐述，关于不同害虫生物型的遗传变异机理目前尚无系统的总结和比较。鉴于这一现状，本文就生物型问题突出的几种重要害虫的生物型概况，分子生物学技术在害虫生物型研究中的应用，以及上述重要害虫生物型的遗传变异机理进行综述，并探讨生物型遗传研究中有待进一步解决的问题。

1　重要害虫的生物型举例

害虫生物型是害虫在处于抗性作物品种的选择压力下改变其遗传组成而产生的新种群，表现为对不同的鉴别品种的致害能力的差异(刘旭明和金达生，1998；姜人春，1999；罗晨和张芝利，2000)。这种差异通常还可以从形态学、细胞遗传学、同工酶及分子生物学等方面加以检测和识别(Saxena *et al.*，1991；Black，1992；Aikhionbare *et al.*，1998；姜人春，1999；周亦红和韩召军，2003)。现将发生严重、生物型问题突出的害虫，寄主作物以及生物型类型归纳如下(表 1)。随着各种抗虫品种的推广以及相关研究的深入，已知的产生生物型的害虫种类数还在不断增加，同时生物型的数量亦在增长；并且新近发现存在生物型的害虫，如烟粉虱，其生物型达 20 多个(表 1)。人们对于生物型遗传的研究早期主要集中于黑森瘿蚊 *M. destructor*、麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*、稻瘿蚊 *Orseolia oryzae* 和褐飞虱 *N. lugens* 等害虫，近些年来，有关烟粉虱生物型的遗传变异的研究迅猛增加，有可能成为害虫生物型研究的热点之一。

2　分子标记在害虫生物型研究中的应用

根据现代遗传学的观点，物种的遗传性状是由基因决定的。外部形态的变异及体内蛋白质分子的变异都是由于基因中 DNA 分子的碱基序列发生变化的结果。分子生物学技术的发展极大地推进了害虫生物型尤其是生物型遗传研究的进程。

广义的分子标记(molecular marker)是指可遗传的并可检测的 DNA 序列或蛋白质，目前分子标记概念一般是指狭义的分子标记，即 DNA 标记。常用的分子标记包括限制性片段长度多态(restriction fragment length polymorphism，RFLP)，随机扩增多态性 DNA(random amplified polymorphic DNA，RAPD)，扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism，AFLP)，微卫星 DNA 也称简单重复序列(Simple Sequence Repeat，SSR)，核糖体 DNA 以及线粒体 DNA 等。不同的分子标记各有其优点和缺点，张民照和康乐(2002)从获得变异信息的数量、重

表 1　农作物上 5 种重要害虫生物型的概况

Table 1　Biotypes of five insect pests on agricultural crops

害虫种类 Pest species	寄主作物 Host plants	生物型名称 Names of biotypes	生物型数量 Number of biotypes	参考文献 References
黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor*	小麦，大麦	生物型 GP、A、B、C、D、E、F 和 G	8	Stuart *et al.*，1998
麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*	小麦，燕麦， 黑麦和高粱等	生物型 A、B、C、D、E、F、G、H、I、J、K 和中国Ⅰ型(Biotype CHN-1)	12	刘旭明和金达生，1998； Aikhionbare *et al.*，1998，2000
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	水稻	生物型Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ及 Mindanao；在菲律宾的棉兰老岛、孟加拉、印度、尼泊尔、澳大利亚及越南发现的生物型(未正式命名)	11	姜人春，1999
稻瘿蚊 *Orseolia oryzae*	水稻	中国Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ型、泰国型、印度尼西亚型、印度(Raipur)型、印度(A.P.)型、印度(Orissa)型(印度至少 5 种)和斯里兰卡型	≥10	黎国涛等，1983； Katiyar *et al.*，2000
烟粉虱 *Bemisia tabaci*	棉花，蔬菜， 花卉等	生物型 A 到 S(共 19 种)、非木薯、木薯、 秋葵和 Sida 等	≥23	Brown，1995； Moya *et al.*，2001； Cervera *et al.*，2000

复性、对遗传变异的分辨率、操作的简易性、标记显性特点以及试验费用等方面，比较了几种常用分子遗传标记的主要特点，这里不再赘说。上述常用的分子标记大多数已被应用到害虫生物型研究中。

分子生物学技术在生物型研究领域的应用主要包括以下两个方面。首先，应用分子标记快速地、准确地区分害虫的不同生物型，如用 RAPD-PCR 技术或克隆线粒体 DNA（mtDNA）可成功地区分出麦二叉蚜的不同生物型（Black，1992；Aikhionbare *et al*.，1998，2000）；用序列特征性扩增区域（sequence characterized amplified regions，SCARs）可检测稻瘿蚊生物型（Behura *et al*.，1999）。其次，一些分子标记可帮助我们进行生物型遗传组成的变化以及遗传变异机理的研究，如用 RAPD 技术分析稻褐飞虱不同生物型遗传组成的差异（Shufran and Whalon，1995；许晓风等，2000；王桂荣等，2001）；用 AFLP 标记分析稻瘿蚊和烟粉虱生物型的转化（Katiyar *et al*.，2000；Behura *et al*.，2000；Abdullahi *et al*.，2003）；测定核糖体 DNA 中的 IST1 区的序列可分析烟粉虱生物型的分化（Paul *et al*.，2000）；用 SCARs 标记研究稻瘿蚊生物型的变异（Behura *et al*.，1999）；用 AFLP 标记定位黑森瘿蚊的非致害力基因等（Rider *et al*.，2002）。更详细的研究结论将在下文中予以介绍。

3 害虫生物型的遗传和变异机理

为了有效地利用抗虫品种，控制新的生物型的产生，昆虫学家们在鉴别与监测生物型的基础上，开展了有关生物型的遗传和变异的研究，并提出了“基因-基因（gene-for-gene）”概念。“基因-基因”关系是 Flor（1942）首先提出的；Person 等（1952）在正式下定义之后，又进一步作了详细说明。意即寄主中每有一个抗虫的主基因，在昆虫中都有一个相应的致害基因。寄主植物具有抗虫基因时显示抗性反应，昆虫则在相应位点上有一个非致害等位基因。如果昆虫在相应位点有一个致害基因，则植物是感虫的。然而，现有的研究发现不同害虫的生物型，其遗传和变异情况相当复杂，有些遵循“基因-基因”关系，有些则不然。

3.1 黑森瘿蚊

Hatchett 和 Gallun（1970）以及 Gallun（1978）分别研究了黑森瘿蚊的生物型的遗传机理，发现黑森瘿蚊的生物型是由主基因控制的。已知黑森瘿蚊有 5 个致害力位点，定名为 t、s、m、k 和 a，已鉴定出 8 个黑森瘿蚊生物型（Gallun，1978）。表 2 为 8 个已知黑森瘿蚊生物型携带的致害力基因，5 个鉴别品种携带的抗虫基因，以及所形成的昆虫-植物关系的相互作用（陈杰林等，1993）。黑森瘿蚊生物型的遗传机理可用“基因-基因”关系完美阐明，黑森瘿蚊生物型对每一个小麦品种的致害力，都是由特定位点上的隐性致害力基因的纯合性控制的。这些致害力基因都与小麦控制抗性的特定显性基因相对应。黑森瘿蚊的生物型，只有在与抗虫品种的显性等位基因在相对应的位点上的隐性致害力基因纯合时，才对特定的小麦品种显示致害性。

表 2 小麦抗性品系与黑森瘿蚊生物型的相互关系

Table 2 The relationship between resistance genes in wheat and virulence genes of biotype in Hessian fly

小麦品种与抗性基因 Wheat varieties and resistance genes	黑森瘿蚊生物型及致害基因 Biotypes and corresponding virulence genes of Hessian fly							
	GP 无 None	A s	B s，m	C s，k	D s，m，k	E m	F k	G m，k
Turkey（无 None）	S	S	S	S	S	S	S	S
Seneca（H_7，H_8）	R	S	S	S	S	R	R	R
Monon（H_3）	R	R	S	R	S	S	R	S
Knox62（H_6）	R	R	R	S	S	R	S	S
Abe（H_5）	R	R	R	R	R	R	R	R

R：抗虫 With resistance to pests；S：感虫 Susceptible to pests

近些年来对黑森瘿蚊生物型遗传的研究有了新的进展，不同致害能力的黑森瘿蚊生物型杂交试验研究发现，杂交 F_1 代个体中所有的雌性个体都属于非致害类群，而雄性个体致害性则依赖于其亲本的致害性类型，可见黑森瘿蚊生物型的非致害基因属性染色体遗传（Formusoh *et al*.，1996）。用混合的分离子分析方法（bulked segregant analysis）与 PCR 相结合，首先发现了一个与黑森瘿蚊非致害基因（*vH6*）密切相关的分子标记 OPG15-1，进一步的研究发现 OPG15-1 和 *vH6* 都与黑森瘿蚊的 X 染色体连锁，并且还发现 OPG15-1 的位点在黑森瘿蚊 X_1 染色体着丝点附近（Stuart *et al*.，1998）。接着的研究发现黑森瘿蚊中的非致害基因 *vH6*、*vH9* 和 *vH13*（分别对应小麦植株中的抗性基因 *H6*、*H9* 和 *H13*）都与 X_1 染色体连锁（Schulte *et al*.，1999）。Rider 等（2002）用 AFLP 标记研究 *vH13* 的位点时发现 *vH13* 位于 X_2 染色体短臂的端粒附近，这一研究结果表明黑森瘿蚊的非致害基因 *vH6*、*vH9* 和 *vH13* 很可能与 X_2 染色体连锁，与 Schulte 等（1999）的报道不尽相同。现有的

研究结果均验证了黑森瘿蚊生物型的非致害基因与小麦植株中的抗性基因之间存在"基因-基因"的假说（Rider *et al*.，2002；El Bouhssini *et al*.，2001）。

3.2　麦二叉蚜

Puterka 和 Peter（1989）通过正反杂交试验研究了麦二叉蚜 3 个生物型（生物型 C、E 和 F）对小麦中的抗性基因 *Gb*2 和 *Gb*3 的致害性遗传。研究结果表明，麦二叉蚜对携带抗性基因 *Gb*2 和 *Gb*3 的小麦植株的致害性由 2 个主基因和 1 个显性修饰基因控制，其中致害基因为隐性、非致害基因为显性遗传，且修饰基因对 2 个主基因中的一个具上位性。之后，就麦二叉蚜不同生物型对高粱致害性的遗传分析发现，麦二叉蚜的致害性由 2 个主基因和 1 个修饰基因共同控制，或仅由 1 个隐性基因控制（Puterka and Peter，1995）。麦二叉蚜的致害基因与小麦或高粱植株中的抗性基因存在"基因-基因"关系（Puterka and Peter，1989；1995）。

麦二叉蚜核糖体 DNA（rDNA）顺反子在生物型间和生物型内存在差异（Black，1993）。Aikhionbare 等（1998）用 RAPD 方法成功区分麦二叉蚜的 7 种生物型（B，C，E，F，G，H 和 I）；之后，这 7 种生物型线粒体 DNA（AmtDNA）被克隆后测序，从而比较了不同生物型遗传组成的差异，结果发现生物型间的核苷酸序列变异很大，7 个生物型内核苷酸序列无变异（Aikhionbare and Mayo，2000）。Shufran 等（2000）分析了麦二叉蚜的 12 个生物型（分别为生物型 B、C、E、F、G、H、I、J 和 K，一个可能由生物型 A 分化来的生物型 NY 以及生物型 CWR 和 EUR）细胞色素氧化酶Ⅰ基因线粒体 DNA（1.2 kb），麦二叉蚜核苷酸置换的遗传距离从 0.08% 到 6.17% 不等，用邻结法（neighbour-joining）、最大简约法（maximum parsimony）和最大似然法（maximum likelihood）等方法分析均产生三个分化支的树状图，分化支 1 包括在高粱和小麦上常见的与农业相关的生物型 C、E、K、I 和 J，这一类群里核苷酸置换很少；分化支 2 包括生物型 F、G 和 NY，生物型 B、CWR 和 EUR 属于分化支 3，它们在作物上很少见的。最少见的生物型 H 没有在上述 3 个分化支内。麦二叉蚜的生物型是这三个分化支内的基因型的混合物，可能是由野生杂草上分化来的寄主适应型（Shufran *et al*.，2000）。Anstead 等（2002）从田间栽培和非栽培的寄主作物上采集 24 个麦二叉蚜的品系，测定细胞色素氧化酶Ⅰ基因 mtDNA 序列，加之以前已进行测序的 12 个品系，用与 Shufran 等（2000）同样的 3 种方法分析得出麦二叉蚜的不同品系可分为 3 个分化支，研究结果表明生物型与线粒体 DNA（mtDNA）单元型（haplotype）之间不存在相关关系，但寄主植物与线粒体 DNA（mtDNA）单元型之间有关联。

3.3　褐飞虱

褐飞虱生物型问题长期存在争论，争论的焦点是生物型是否存在稳定的遗传性（Claridge and Hollander，1983；Sogawa，1981）。菲律宾褐飞虱田间种群在 Mudgo 和 ASD7 上各经过 10 代即可育成生物型Ⅱ和生物型Ⅲ（Pathak and Heinrichs，1982）。浙江温州地区褐飞虱田间种群在 ASD7 上连续饲养，很容易育成生物型Ⅲ（巫国瑞等，1983）。生物型Ⅰ在抗虫品种 IR26 上连续饲养 10 代即可转化为一个致害力强的生物型（江志强等，1993）。生物型Ⅰ在抗性品种的选择诱导下，致害力逐步增强，可以形成生物型Ⅱ；生物型Ⅱ在回到感性品种上连续式样 8 代后致害力下降，又转为生物型Ⅰ（肖英方等，1997）。致害性的转变是渐变的，在世代间似有遗传积累，由于抗虫品种的抗虫机制及其遗传背景的差异，褐飞虱在不同的抗虫品种上致害性转化的进程和遗传率不同（张志涛等，1997）。因此可以认为褐飞虱的致害性遵循一定的遗传和变异机理。

关于褐飞虱生物型的遗传存在两种观点。第一种观点认为褐飞虱生物型的致害力与水稻品种的抗虫性之间存在"基因-基因"关系。通过 3 种生物型杂交，并鉴定 F_1 的致害性，发现生物型Ⅱ对于生物型Ⅰ为隐性，生物型Ⅲ对于生物型Ⅰ为显性（Cheng and Chang，1979），似表明褐飞虱致害特性受单一主基因控制。Barrion 和 Saxena（1986）肯定了致害基因与抗虫基因之间的对应关系，认为褐飞虱对寄主的嗜好性是由单基因控制的，对致害力有区别的褐飞虱群体可用不同的生物型来表示。

生物型Ⅰ与生物型Ⅱ杂交或生物型Ⅰ与生物型Ⅲ杂交所得的 F_1 代致害力介于双亲之间或与生物型Ⅰ的表现型相似；F_2 代及回交后代的致害力没有表现出简单的孟德尔分离规律而与 F_1 表现型相似，可见褐飞虱的生物型不是单基因控制的，而是多基因控制的数量性状（Sogawa，1980；Hollander and Pathak，1981；Roderick，1994）。Claridge 以及 Pathak 等的研究也得到相似的结果（Pathak and Heinrichs，1982；Claridge and Hollander，1983）。Hollander 和 Pathak（1981）测定了褐飞虱各生物型杂交后代在不同品种上的蜜露量，发现其呈连续分布，表明褐飞虱的致害力是由多基因控制的。根据上述的研究结果

形成了有关褐飞虱致害性遗传机理的第二种观点，即褐飞虱的致害性是由微效多基因控制的数量性状。因此，有学者提出褐飞虱的致害基因与水稻品种的抗虫基因之间根本不存在着“基因-基因”的关系，并提出褐飞虱不适宜用生物型这个概念（Claridge and Hollander，1983）。

目前大多数学者赞成第二种观点。例如，姜人春等（1998）认为褐飞虱致害性是一种多基因控制的数量性状，符合加性-显性模型，估算出有效遗传因子数为 3～4 个，Mudgo 种群（生物型Ⅱ）和 ASD7 种群（生物型Ⅲ）对 TN1 种群（生物型Ⅰ）表现为不完全隐性。Tanaka（1999）通过进一步的研究，发现褐飞虱在水稻 Saikai190（含抗虫基因 *Bph*1）上排泄的蜜露频次分布偏离标准的正态分布而呈双峰分布，且每一个峰符合一个正态分布；蜜露排泄量在不同分布区域（两个不同的峰内）的雌虫的产卵率和产卵量存在明显差异，认为褐飞虱的致害力是一个阈值性状（threshold character）；通过子代与亲本的回交，计算出褐飞虱致害 Saikai190（含抗虫基因 *Bph*1）和 ASD7（含抗虫基因 *Bph*2）的遗传力分别为 0.41 和 0.55，说明褐飞虱种群的致害力有很大幅度的遗传变异。

Shufran 和 Whalon（1995）用 RAPD 技术研究了国际水稻所饲养的 3 个褐飞虱种群，聚类结果表明 3 个种群间没有明显差异。但国内一些学者用同样的方法研究褐飞虱不同种群的遗传组成时发现，褐飞虱不同致害类群除了个体之间的遗传背景差异以外，相互之间的遗传背景差异更是十分明显和不可改变，而且研究材料之间的遗传差异呈连续分布（许晓风等，2000；王桂荣等，2001）。相同的研究方法得出不尽相同的研究结果，其原因待进一步分析，而褐飞虱的遗传背景相当复杂，不同遗传背景的褐飞虱个体是怎样有效地组合成一个特定的致害类群，是褐飞虱生物型遗传研究中一个亟待阐明的问题。

3.4 稻瘿蚊

稻瘿蚊生物型的研究，亚洲许多国家和地区，先后在 20 世纪 60 年代已开始进行，早期的工作主要集中在生物型的鉴定和抗性品种的筛选，以后的研究表明水稻植株中抗稻瘿蚊的抗虫基因系单显性基因，水稻中抗稻瘿蚊不同生物型的基因被定位、标记（Mohan *et al*.，1994；Nair *et al*.，1995）。近些年国外有些学者采用分子技术开展了稻瘿蚊生物型致害性的遗传研究。

Katiyar 等（2000）用 AFLP 的分析方法评估了在 5 个亚洲国家发生的稻瘿蚊的生物多样性，用不加权配对法（UPGMA）进行聚类分析，结果表明所测试的样本可以分为两个类群，类群Ⅰ包括中国广东的 2 个种群及老挝和印度东北的 Imphal 种群；来自印度的 Assam，Orissa，M.P.，A.P.，Kerala 等 5 个种群以及尼泊尔种群和斯里兰卡种群等 11 个种群同属于类群Ⅱ。以往认为 1992 年在印度 Imphal 大发生的生物型是由印度生物型 3 演化而成的生物型 3M，Katiyar 等的数据表明印度生物型 3M 属于类群Ⅰ，而印度生物型 3 属于类群Ⅱ，因此印度生物型 3M 不大可能是由印度生物型 3 转化来的。通过比较发现，与中国的生物型 1 和 4 一样，印度的生物型 2 和 4 很可能是最近通过变异和选择后而分化形成的。

用 RAPD 方法对 400 个随机引物进行筛选，5 个特征性的 PCR 产物被分离、克隆、测序后转化成 5 个特异性的 SCARs 引物，经复合 PCR 可扩增 5 种稻瘿蚊生物型基因组中特异的 DNA 片段，这些扩增的 DNA 片段可用作区分稻瘿蚊生物型的分子标记。SCARs 的引物不仅可以区分在印度发生的稻瘿蚊生物型，还可检测生物型的变异（Behura *et al*.，1999）。

Behura 等（2000）设计了一种特异性的 AFLP 指纹标记，这一标记只能在稻瘿蚊的生物型 1、2 和 5 中扩增，但不能在生物型 4 中扩增。生物型 1、2 和 5 不能致害携带抗虫基因 *Gm*2（在品种 Phalguna 中发现的）的寄主植物，生物型 4 可致害携带 *Gm*2 的作物。在 AFLP 标记的基础上再设计 SCARs 标记，与先前所设计的 SCARs 引物（Behura *et al*.，1999）配合使用可有效地区分 5 种稻瘿蚊的生物型。将生物型 1、2 和 4 两两杂交，用设计的 AFLP 标记分别检测 F_1 代个体，发现无论其亲本属于哪种类型，F_1 所有雌性个体均能用标记扩增，而雄性个体中只有其母本携带非致害 *Gm*2 的基因才能扩增。根据标记物只能在携带非致害 *Gm*2 基因的生物型中特异性扩增这一特性以及遗传方式的分析结果，可以看出稻瘿蚊生物型中非致害 *Gm*2 的基因属于性连锁遗传（Behura *et al*.，2000）。Behura 等的观点认为稻瘿蚊的致害性遗传方式与黑森瘿蚊的类似。

为了研究分析稻瘿蚊生物型间以及生物型内个体间基因组的差异，Behura 等（2001）分析了 mariner 转座子整合位点两侧的多态性，结果发现稻瘿蚊 mariner 转座子整合位点两侧区域多态性与稻瘿蚊的生物型之间存在专一性关系，即特定的稻瘿蚊生物型中 mariner 转座子可能是固定不变的。

3.5 烟粉虱

烟粉虱是热带和亚热带地区的主要害虫。自1889年Gennadius描述该种至1985年，近100年间全世界关于该种的研究论文约830篇；而从1985年至1998年的10余年间，关于烟粉虱的研究论文猛增至3 150篇左右。Gerling博士在第21届国际昆虫学大会的报告足可体现烟粉虱问题的世界性和严重性（张芝利，2000）。烟粉虱由于其形态的变异性，产生了许多同物异名。有人根据烟粉虱的寄主范围、寄主植物适应能力和传毒能力的不同，将烟粉虱分为不同的生物型，现已报道的烟粉虱的生物型多达23种以上（见表1）。

迄今为止，烟粉虱存在不同的生物型这一观点已得到大多数学者的认同，但仍有人持相反观点，争论最多的是B型烟粉虱的归属。Perring根据交配行为、杂交试验、等位酶频率的电泳分析区分了烟粉虱的A型和B型，并用RAPD-PCR技术选用了7种引物进行基因组差异的研究，结果表明它们种内的相似性达80%～100%，种间相似性仅为10%，为此将生物型B定为新种——银叶粉虱 *B. argentifoli* Bellow & Perring（Perring，1993）。Bellows也在形态学上对A型烟粉虱和银叶烟粉虱（B型烟粉虱）进行了描述：银叶粉虱蛹壳上多数无第四根前缘毛，其尾气管孔口的蜡缘饰宽度一般超出尾刚毛；而烟粉虱则相反（Bellows and Perring，1994）。Moya等用RAPD-PCR方法研究了6个烟粉虱的Iberian种群（其中2个种群是生物型Q，一个属生物型B，其余3个种群包含Q和B两种生物型）的遗传结构，结果发现生物型间的遗传差异比同一生物型不同种群间的差异要显著。一般来讲，同一种群不同生物型之间的基因漂移较同一生物型不同种群间的低，加之在自然条件下未检测到两种生物型的杂合体，认为在南Iberian岛的生态条件下的Q型烟粉虱同B型烟粉虱在遗传上存在生殖隔离（Moya *et al*.，2001）。这些实验从传统的杂交实验的生殖隔离到现代分子生物学的遗传角度，都证明B型烟粉虱是一个新种。但一些学者尤其是英国的学者多数仍认为B型烟粉虱只是烟粉虱的一个生物型（Campbell *et al*.，1993）。最近，澳大利亚Paul等研究了世界烟粉虱种群的系统发育，从测定的核糖体DNA中的IST1区的序列表明，烟粉虱有很强的生物地理模式。来自美国（包括A型）的种群与来自北非/地中海地区的银叶型（B型）和非B型形成一个姊妹进化枝（Paul *et al*.，2000）。

Cervera等（2000）用AFLP标记分析了13种粉虱样本，包括烟粉虱的9种生物型、2个烟粉虱田间种群及 *B. medina* Gomez-Menor 及 *B. afer* Priesner & Hosny田间种群，结果是烟粉虱的生物型间相似系数为0.32可归为一类，烟粉虱与其它两种粉虱的相似系数为0.07而属于不同种类。9种烟粉虱生物型可分为4类：（ⅰ）近东部和印度次大陆种群；（ⅱ）生物型B，Q和豇豆上的Nigerian种群；（ⅲ）New World生物型A；（ⅳ）生物型S和木薯上的Nigerian种群。所得结论与先前用RAPD-PCR方法的结论一致。

Abdullahi等（2003）研究了采自非洲Sub-saharan地区和世界其它木薯种植区木薯上的烟粉虱种群以及非木薯上的烟粉虱种群，以明确烟粉虱生物型的遗传变异。首先用RAPD-PCR标记研究了烟粉虱不同种群的遗传结构，用邻结法（neighbour-joining）分析得出的树状图中木薯种群和非木薯种群分属2个分支。核糖体DNA的IST1区域序列分析结果确认了这一研究结果，即烟粉虱的木薯种群与非木薯种群是截然分开的。实验研究还表明烟粉虱木薯种群只能在木薯上生存，而来源于其它寄主的烟粉虱种群是多食性的，但它们不能在木薯上建立种群。因此，在非洲木薯上的烟粉虱种群代表了一个独立的类群。

国内也有学者应用分子生物学技术研究了烟粉虱的生物型。罗晨等（2002）利用mtDNA COⅠ基因片段作标记，采用序列分析的方法，从分子生态学的角度研究了近年来我国爆发危害的烟粉虱5个种群的生物型，结果认为测试的5个烟粉虱种群都属于生物型“B”。Wu等（2002）应用RAPD-PCR技术研究了中国大陆10个烟粉虱种群的生物型情况，聚类分析的结果表明：这10个烟粉虱种群包含了3种生物型：烟粉虱B型、广西型（南宁南瓜寄主）和福建型（福州地瓜）。邱宝利等（2003）也成功地利用RAPD-PCR技术鉴定了国内北京、山东、广东和海南等14个省市23个地区的蔬菜、园林花卉和杂草上的23个烟粉虱种群，结果表明在23个烟粉虱种群中，有17个种群同属于危害严重的B生物型。

国内外对烟粉虱生物型的研究已十分广泛和深入，已报道的生物型多达20多种，并有继续发展的趋势，但对于烟粉虱生物型的遗传变异机理仍然知之甚少。以后需加强对烟粉虱不同生物型之间的转化机理，以及烟粉虱生物型的遗传、变异研究，从而有效地预防和控制烟粉虱生物型的发生。

4 展望

抗虫品种的利用是当前农林害虫综合治理的主要措施之一，但由于害虫生物型的产生和发展限制了某些抗虫品种的推广应用，因此，开展害虫生物型的研究尤其是害虫生物型遗传变异机理的研究十分必要。就现有的资料来看，不同害虫的生物型其遗传和变异机理不尽相同，有的甚至差异很大。概括地讲，黑森瘿蚊、稻瘿蚊和麦二叉蚜等生物型的致害性系单基因控制，特定害虫生物型与作物基因型之间存在“基因-基因”关系；褐飞虱的致害性为多基因控制的数量性状。对不同害虫生物型遗传研究的深度也存在差别，如对于黑森瘿蚊等的生物型的遗传研究较早，遗传机理也相对明了；而对有些害虫如烟粉虱的生物型的遗传研究相对较晚，遗传变异机理尚不明确，待进一步系统、深入地探讨。

近些年来，分子生物学方法的应用已成为害虫生物型遗传研究的一大特色，并使得害虫生物型遗传研究发展迅速，但也存在一些问题，例如研究发现生物型遗传组成上的差异是否就是不同生物型致害力不同的原因并未搞清楚，又如控制不同生物型的致害(或非致害)基因的定位、测序和表达等工作进展缓慢。今后的工作中，一方面应筛选更多有效的、适合的分子标记来区分生物型和研究其遗传和变异；另一方面不同生物型遗传组成的差异与致害力的关系值得深入研究；同时应加强致害(非致害)基因的定位和表达等方面的研究。此外，传统的遗传学(如杂交实验)和生物统计遗传学等方法也是进行害虫生物型遗传的重要研究方式和手段，只有通过多种研究方法和多学科的交叉渗透，才会使害虫生物型的遗传取得更大进展，为作物育种以及推广和种植抗性品种提供理论依据。

参考文献(References)

Abdullahi I, Winter S, Atiri GI, Thottappilly G, 2003. Molecular characterization of whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) populations infesting cassava. *Bull. Entomol. Res.*, 93 (2): 97–106.

Aikhionbare FO, Mayo ZB, 2000. Mitochondrial DNA sequences of greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes. *Biomol. Eng.*, 16 (6): 199–205.

Aikhionbare FO, Pruess KP, Mayo ZB, 1998. Greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes characterized using random amplified polymorphic DNA. *Genet. Anal.*, 14 (4): 105–108.

Anstead JA, Burd JD, Shufran KA, 2002. Mitochondrial DNA sequence divergence among *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) clones from cultivated and non-cultivated hosts: haplotype and host associations. *Bull. Entomol. Res.*, 92 (1): 17–24.

Barrion AA, Saxena RC, 1986. Multiple allelism in brown planthopper body color. *IRRN*, 11: 747–750.

Behura SK, Nair S, Mohan M, 2001. Polymorphisms flanking the mariner integration sites in the rice gall midge (*Orseolia oryzae* Wood-Mason) genome are biotype-specific. *Genome*, 44 (6): 447–454.

Behura SK, Nair S, Sahu SC, Mohan M, 2000. An AFLP marker that differentiates biotypes of the Asian rice gall midge (*Orseolia oryzae*, Wood-Mason) is sex-linked and also linked to avirulence. *Mol. Gen. Genet.*, 263 (2): 328–334.

Behura SK, Sahu SC, Rajamani S, Devi A, Mago R, Nair S, Mohan M, 1999. Differentiation of Asian rice gall midge, *Orseolia oryzae* (Wood-Mason), biotype by sequence characterized amplified regions (SCARs). *Insect Mol. Biol.*, 8 (3): 391–397.

Bellows TS, Perring MT, 1994. Description of a species of *Bemisia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 87 (2): 195–206.

Black WC, 1992. Use of the random amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction (RAPD-PCR) to detect DNA polymorphisms in aphids. *Bull. Entomol. Res.*, 82: 151–159.

Black WC Ⅳ, 1993. Variation in the ribosomal RNA cistron among host-adapted races of an aphid (*Schizaphis graminum*). *Insect Mol. Biol.*, 2 (2): 59–69.

Brown JK, 1995. The sweetpotato or silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? *Ann. Rev. Entomol.*, 40: 511–534.

Campell BC, Duffus JE, Baumann P, 1993. Determining whitefly species. *Science*, 261: 1333.

Cervera MT, Cabezas JA, Simon B, Martinez-Zapater JM, Beitia F, Cenis JL, 2000. Genetic relationship among biotypes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) based on AFLP analysis. *Bull. Entomol. Res.*, 90 (5): 391–396.

Chen JL, Cheng XN, Cheng JA, 1993. Integrated Management of Pest. Beijing: Agricultural Press. 1–44. [陈杰林，程遐年，程家安，1993. 害虫综合治理. 北京：农业出版社. 1–44]

Cheng CH, Chang WL, 1979. Studies on varietal resistance to the brown planthopper in Taiwan. In: Brown planthopper: Threat to rice production in Asia. IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines. 251–271.

Claridge MF, Hollander JD, 1983. The biotype concept and its application to insect pests of agriculture. *Crop Prot.*, 2: 85–95.

Diehl SR, Bush GL, 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotype. *Ann. Rev. Entomol.*, 29: 471–504.

El Bouhssini M, Hatchett JH, Cox TS, Wilde GE, 2001. Genotypic interaction between resistance genes in wheat and virulence genes in the Hessian fly *Mayetiola destructor* (Diptera: Cecidomyiidae). *Bull. Entomol. Res.*, 91 (5): 327–331.

Flor HH, 1942. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology*, 32: 653–659.

Formusoh ES, Hatchett JH, Black WCIV, Stuart JJ, 1996. Sex-linked inheritance of virulence against resistance gene *H9* in the Hessian fly

(Diptera: Cecidomyiidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 89: 428 – 434.

Gallagher KD, Kenmore PE, Sogawa K, 1994. Judicial use of insecticides deter planthopper outbreaks and extend the life of resistant varieties in Southeast Asian rice. In: Denno RF, Perfect TJ eds. Planthoppers: Their Ecology and Management. Chapman and hall, New York. 599 – 614.

Gallun RL, 1978. Genetics of biotypes B and C of Hessian fly. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71: 481 – 486.

Hatchett JH, Gallun RL, 1970. Genetics of the ability of the Hessian fly *Mayetiola destructor* to survive on wheats having different genes for resistance. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63: 1 400 – 1 407.

Hollander JD, Pathak PK, 1981. The genetics of the biotypes of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.*, 29: 76 – 86.

Jiang RC, 1999. Current progress in the study on biotype of brown planthopper. *Entomological Knowledge*, 36(5): 308 – 312. [姜人春, 1999, 稻褐飞虱生物型的最新研究进展. 昆虫知识, 36(5): 308 – 312]

Jiang RC, Lai FX, Wang GR, 1998. Genetic analysis of virulence of laboratory populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Journal of Southwest Agricultural University*, 20 (5): 438 – 441. [姜人春, 赖凤香, 王桂荣, 1998. 稻褐飞虱实验种群致害性的遗传分析. 西南农业大学学报, 20 (5): 438 – 441]

Jiang ZQ, Wu RZ, Zhang LY, 1993. Formation of biotype of rice planthopper *Nilaparvata lugens*. *Journal of South China Agricultural University*, 14(1): 76 – 83. [江志强, 吴荣宗, 张良佑, 1993. 褐稻虱生物型的形成. 华南农业大学学报, 14(1): 76 – 83]

Katiyar SK, Chandel G, Tan Y, Huang B, Nugaliyadde L, Fernando K, Bentur JS, Inthavong S, Constantino S, Bennett J, 2000. Biodiversity of Asian rice gall midge (*Orseolia oryzae* Wood-Mason) from five countries examined by AFLP analysis. *Genome*, 43 (2): 322 – 332.

Li GT, Tan YY, Pan Y, 1983. Study on biotype of rice gall midge. *Acta Phytophylacica Sinica*, 10(3): 147 – 151. [黎国涛, 谭玉娟, 潘英, 1983. 稻瘿蚊生物型的研究. 植物保护学报, 10(3): 147 – 151]

Liu XM, Jin DS, 1998. A new biotype (CHN-1) of greenbug, *Schizaphis graminum* found in Beijing. *Acta Entomol. Sin.*, 41(2): 141 – 144. [刘旭明, 金达生, 1998. 北京地区麦二叉蚜生物型鉴定研究初报. 昆虫学报, 41(2): 141 – 144]

Luo C, Yao Y, Wang RJ, Yan FM, Hu DX, Zhang ZL, 2002. The use of mitochondrial cytochrome oxidase Ⅰ (mt COⅠ) gene sequences for the identification of biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in China. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (6): 759 – 763. [罗晨, 姚远, 王戎疆, 阎凤鸣, 胡敦孝, 张芝利, 2002. 利用 mtDNA COⅠ基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 45(6): 759 – 763]

Luo C, Zhang ZL, 2000. General review on whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Beijing Agricultural Sciences*, 18 (Suppl.): 4 – 12. [罗晨, 张芝利, 2000. 烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 研究概述. 北京农业科学, 18(增刊): 4 – 12]

Mohan M, Nair S, Bentur JS, Prasada RU, Bennett J, 1994. RFLP and RAPD mapping of the rice *Gm2* gene that confers resistance to biotype 1 of gall midge (*Orseolia oryzae*). *Theor. Appl. Genet.*, 87: 782 – 788.

Moya A, Guirao P, Cifuentes D, Beitia F, Cenis JL, 2001. Genetic diversity of Iberian populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) based on random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction. *Mol. Ecol.*, 10 (4): 891 – 897.

Nair S, Bentur JS, Prasada RU, Mohan M, 1995. DNA markers tightly linked to a gall midge resistance gene (*Gm2*) are potentially useful for marker-aided selection in rice breeding. *Theor. Appl. Genet.*, 91: 68 – 73.

Painter RH, 1930. The biological strain of Hessian fly. *J. Econ. Entomol.*, 23: 322 – 329.

Pathak PK, Heinrichs EA, 1982. Selection of biotype population 2 and 3 of *Nilaparvata lugens* by exposure to resistant rice varieties. *Environ. Entomol.*, 11: 85 – 90.

Paul DB, Felice D, John TWH, John C, 2000. Phylogenetic relationships of world populations of *Bemisia tabaci* (Gennadius) using ribosomal ITS1. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16 (1): 29 – 36.

Perring MT, 1993. Identification of whitefly species by genomic and behavioral studies. *Science*, 259 (1): 74 – 77.

Person CO, Samborski DJ, Rohringer R, 1952. The gene for gene concept. *Nature*, 194: 561 – 562.

Puterka GJ, Peter DC, 1989. Inheritance of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) virulence to *Gb2* and *Gb3* resistance genes in wheat. *Genome*, 32: 109 – 114.

Puterka JG, Peter DC, 1995. Genetics of greenbug (Homoptera: Aphididae) virulence to resistance in sorghum. *J. Econ. Entomol.*, 88: 421 – 429.

Qiu BL, Ren SX, Wen SY, Manduour NS, 2003. Biotypes identification of the populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in China using RAPD-PCR. *Acta Entomol. Sin.*, 46 (5): 605 – 608. [邱宝利, 任顺祥, 温硕祥, Manduour NS, 2003. 利用 RAPD-PCR 方法鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 46(5): 605 – 608]

Rider SDJ, Sun W, Ratcliffe RH, Stuart JJ, 2002. Chromosome landing near avirulence gene *vH13* in the Hessian fly. *Genome*, 45 (5): 812 – 822.

Roderick GK, 1994. Genetics of host plant adaptation in delphacid planthoppers. In: Denno RF, Perfect TJ eds. Planthoppers: Their Ecology and Management. Chapman & Hall, New York. 551 – 570.

Saxena NC, Demayo CG, Barrion AA, 1991. Allozyme variation among biotype of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in the Philippines. *Biochem. Genet.*, 29(3 – 4): 115 – 123.

Schulte SJ, Rider SDJ, Hatchett JH, Stuart JJ, 1999. Molecular genetic mapping of three X-linked avirulence genes, *vH6*, *vH9* and *vH13* in the Hessian fly. *Genome*, 42(5): 821 – 828.

Shufran KA, Burd JD, Anstead JA, Lushai G, 2000. Mitochondrial DNA sequence divergence among greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype: evidence for host-adapted races. *Insect Mol. Biol.*, 9(2): 179 – 184.

Shufran KA, Whalon ME, 1995. Genetic analysis of brown planthopper biotypes using random amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction (RAPD-PCR). *Insect Sci. Appl.*, 16(1): 27 – 33.

Sogawa K, 1980. Biological and genetic nature of biotype populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 14: 186 – 190.

Sogawa K, 1981. Hybridization experiments on three biotype of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) at the IRRI, the Philippines. *Appl. Entomol. Zool.*, 16 (3): 193 – 199.

Sogawa K, 1982. The rice brow planthopper: Feeding physiology and host plant interactions. *Ann. Rev. Entomol.*, 27: 49 – 73.

Stuart JJ, Schulte SJ, Hall PS, Mayer KM, 1998. Genetic mapping of Hessian fly avirulence gene *vH6* using bulked segregant analysis. *Genome*, 41: 702 – 708.

Tanaka K, 1999. Quantitative genetic analysis of biotype of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: heritability of virulence to resistant rice varieties. *Entomol. Exp. Appl.*, 90: 279 – 287.

Wang GR, Fan YY, Zhuang JY, Zheng KL, Zhang ZT, 2001. DNA-based genetic variation in rice brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomol. Sin.*, 44 (1): 123 – 126. [王桂荣,樊叶杨,庄杰云,郑康乐,张志涛,2001. 稻褐飞虱的 DNA 遗传变异性分析. 昆虫学报,44(1): 123 – 126]

Wu GR, Chen FY, Tao LY, 1983. Study on biotype of rice brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomol. Sin.*, 26(2): 154 – 159. [巫国瑞,陈福云,陶林勇,1983. 稻褐飞虱生物型的研究. 昆虫学报,26(2): 154 – 159]

Wu XJ, Hu DX, Li ZX, Shen ZR, 2002. Using RAPD-PCR to distinguish biotypes of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in China. *Entomologica Sinica*, 9 (3): 1 – 8.

Xiao YF, Gu ZY, Qiu G, Chen ML, Liu XP, Wang QS, 1997. Studies on virulence and genetic model of biotype of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). *Jiangsu J. Agr. Sci.*, 13(1): 14 – 17. [肖英方,顾正远,邱光,陈明亮 刘学平,王强胜,1997. 褐飞虱生物型变异特征与遗传方式研究. 江苏农业学报,13(1): 14 – 17]

Xu XF, Cheng XN, Zu YD, 2000. Analysis on RAPD of genome DNA in different BPH biotype. *Journal of Anhui Agricultural University*, 27 (1): 5 – 8. [许晓风,程遐年,邹运鼎,2000. 褐飞虱不同生物型基因组 DNA 的 RAPD 分析. 安徽农业大学学报,27(1): 5 – 8]

Zhang MX, Kang L, 2002. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) and its applications in entomological research. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (4): 538 – 543. [张民照,康乐,2002. AFLP 标记的特点及其在昆虫学研究中的应用. 昆虫学报,45(4): 538 – 543]

Zhang ZL, 2000. Some thoughts to the outbreaks of tobacco whitefly. *Beijing Agricultural Sciences*, 18 (Suppl.): 1 – 3. [张芝利,2000. 关于烟粉虱大发生的思考. 北京农业科学,18(增刊): 1 – 3]

Zhang ZT, Chen W, Jiang RC, Zhang Y, Cai XC, 1997. The virulence shift of rice planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) on different rice varieties. *Acta Entomol. Sin.*, 40 (Suppl): 110 – 115. [张志涛,陈伟,姜人春,张燕,蔡祥承,1997. 稻褐飞虱致害性的变化. 昆虫学报,40(增刊): 110 – 115]

Zhou YH, Han SJ, 2003. The brown planthopper biotypes: on the genetic mechanism of virulence. *Entomological Knowledge*, 40(3): 199 – 203. [周亦红,韩召军,2003. 褐飞虱生物型研究进展:致害性变异的遗传机制. 昆虫知识,40(3): 199 – 203]

(责任编辑: 袁德成)